

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Vendulka Malečková

Kompetice spermií u žab ve vztahu k reprodukční strategii

Sperm competition in frogs in relation to the reproductive strategy

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Martin Šandera, Ph. D.

Praha, 2017

Poděkování

Chtěla bych poděkovat školiteli RNDr. Martinu Šanderovi, PhD. za vedení mé práce.
Dále bych chtěla poděkovat svým přátelům, kteří mi pomohli svoji práci dokončit.
Děkuji svému příteli za neustálou podporu.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze,

Podpis

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá srovnáním jednotlivých reprodukčních strategií žab a mírou kompetice spermií. Žáby jsou ekologicky významnou skupinou obývajících všechny kontinenty s výjimkou Antarktidy a severních polárních oblastí. Žáby mají druhově specifické rozmnožovací strategie. Většina žab má vnější oplození, ale existují i výjimky (např. čeled' Ascaphidae) s oplozením vnitřním. Před samotným pářením dochází k úchopu samice samcem – amplexu. Amplexus se rozděluje na několik typů podle místa uchopení samice a existují i výjimky, které amplexus nemají. I u nich existuje složité chování, kdy samec navádí samici na místo kladení vajec. U většiny dochází k páření ve vodě. Žáby jsou polyandrické, což znamená, že se jedna samice páří s více samci. Takovýto systém podporuje jak konkurenci mezi samci samotnými, tak mezi spermiemi. Rozmnožování žab můžeme rozdělit na explozivní nebo prodloužené. Při explozivním rozmnožování dochází k synchronizaci období rozmnožování. Snůšky vajíček kladou samice do vody nebo do pěnových hnízd. V některých případech se samci podílejí na péči o snůšku, staví hnízda, nebo naopak kradou cizí snůšky. V závěru je diskutováno, jestli existuje nějaká souvislost mezi konkrétní reprodukční strategií a mírou kompetice spermií.

Klíčová slova: amplexus, násobné oplodňování snůšek, polyandrie, vnější oplození, páření

Abstract

This bachelor thesis focuses the comparison of the various reproductive strategies of frogs and the degree of sperm competition. Frogs are ecologically important group inhabiting all continents except Antarctica and northern polar regions. Frogs have species-specific reproductive strategies. Most frogs have external fertilization, but there are exceptions (eg. Ascaphidae) with internal fertilization. Before mating occurs, male grips female – this is called amplexus. Amplexus is divided into several types according to the place of gripping the female, and there are exceptions that do not use amplexus. Even for them there is a complex behavior, in which the male directs the female to the eggs laying spot. Mating mostly occurs in water. Frogs are polyandrous, meaning that one female mates with multiple males. Such a system encourages the male-male competition, as well as the sperm-competition. Breeding of frogs can be classified as explosive or prolonged. Clutches of eggs are being laid by females into water or foam nests. In some cases the male takes part in taking care of the clutch, nest building, or they steal other clutches. In conclusion, it is discussed whether there is a connection between specific reproductive strategies and levels of sperm competition.

Key words: amplexus, clutch-piracy, polyandry, external fertilization, mating system

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Rozmnožování žab	2
2.1. Polyandrie	2
2.2. Páření	3
2.3. Péče o potomstvo.....	5
3. Kompetice mezi samci	7
3.1. Agresivní chování.....	7
3.2. Násobné oplodňování snůšek	7
4. Kompetice spermií	10
4.1. Spermie	12
4.2. Kooperace spermií	13
5. Diskuze.....	15
6. Závěr.....	18
7. Seznam použité literatury	19
8. Seznam zdrojů obrázků	24

1. Úvod

Žáby jsou zástupci živočichů s vnějším oplozením. Obývají vodní i terestrické ekosystémy. Nalezneme u nich rozmanité životní i rozmnožovací strategie. Ve své práci se pokusím jednotlivé strategie žab srovnat a porovnat jejich výhody a nevýhody. Cílem práce je porovnání a nalezení možného vztahu mezi reprodukční strategií a kompeticí spermií pro budoucí detailní studování.

V populaci žab převládá počet samčích jedinců nad samičími, můžeme očekávat zvýšený tlak mezi samci o zajištění reprodukčního úspěchu. Dlouhodobý tlak na soupeření mezi samci je ideálním předpokladem ke vzniku určité míry kompetice mezi spermiemi. Tento předpoklad dále podporuje fakt, že žáby, až na malé výjimky, mají vnější oplození ve vodním prostředí (Roberts, 2011; Roberts, 2012; Wells, 1977; Simmons, 2005; Álvarez, 2014).

Úspěch v kompetici spermií by měl být zajištěn vyšším počtem spermií a nějakou charakteristickou modifikací samotné spermie. Žádné speciální modifikace spermií u žab nebyly prokazatelně zjištěny, ale může to být i vlivem toho, že se na ně studie nezaměřují.

V první části práce probírám rozmnožovací chování u žab. Detailní rozebrání reprodukční biologie žab není cílem této práce, a proto je pojato jen stručně. V další části jsem se zaměřila na hlavní výsledky vlivu kompetice mezi samci. V konečné části diskutuji možný vliv jednotlivých strategií na možnou míru kompetice spermií.

Tato práce je rešerší literárních zdrojů na téma reprodukčních strategií a kompetice spermií u žab.

2. Rozmnožování žab

Žáby mají druhově specifické rozmnožovací strategie. Období jejich rozmnožování je dané vnějšími podmínkami životního prostředí, které obývají. Žáby se nalézají ve vlhkých oblastech na všech kontinentech, s výjimkou severních polárních oblastí a Antarktidy. Většina žab se v období rozmnožování sdružuje u různých tůňek nebo pomalu tekoucích vod. Rozmnožovací strategie žab jsou velmi rozmanité (Wells, 1977; Roberts, 2011; Roberts, 2012). Období rozmnožování se u žab rozděluje na explozivní a prodloužené. Při explozivním způsobu rozmnožování se synchronizuje čas, kdy se jedinci vydávají do tůně za účelem rozmnožení se (Wells, 1977). V takovém případě bývá vyrovnanější poměr pohlaví a dá se předpokládat, že se tím snižuje intenzita samčího soupeření (*Andersson, 1994, cit. dle Alvaréz, 2014). V druhém případě trvá období rozmnožování několik měsíců. Samci obývají okolí tůně několik týdnů. Naproti tomu samice přichází jen za účelem reprodukce a poté místo opouští (Wells, 1977).

2.1. Polyandrie

Pro žáby je polyandrie typická. Znamená to, že se jedna samice páří s více samci (Roberts, 2011; Simmons 2005). U žab existují dva typy polyandrie. Prvním je simultánní polyandrie, kdy se samice páří pouze v jednom kratším časovém období. Tento způsob rozmnožování zvyšuje kompetici mezi jednotlivými samci (Roberts, 2012). Evolučním výsledkem dlouhodobého soupeření samců by mohla být kompetice na úrovni spermií (Álvarez, 2014; Roberts, 2012). Naopak u sekvenční polyandrie můžeme předpokládat nízký stupeň kompetice, a to proto, že v tomto případě se samice páří několikrát během delšího časového období. Tím se snižuje nutnost soupeření mezi samci. (Álvarez, 2014; Roberts, 2012).

Poměr pohlaví je v žabích populacích vždy ve prospěch samců (Roberts, 2012). Může to být způsobeno tím, že samice mají vyšší úmrtnost než samci (Loman, 2010). Ta může být zapříčiněna zhoršenou kondicí po snášení vajíček (Loman, 2010). V období rozmnožování mohou vaječníky zabírat až 20% celkové tělesné váhy samice (*Jørgensen, Larsen and Lofts, 1979, cit. dle Lomana, 2010, (*Bufo bufo* Linneaus, 1758)).

V případě ropuchy obecné (*Bufo bufo* Linneaus, 1758) můžeme mluvit o prodlouženém reprodukčním cyklu, kdy se samice páří jednou za dva roky. Tím se v populaci podíl aktivně rozmnožujících se samic snižuje. Samice řady druhů pohlavně dospívají později než samci, což může být další vliv na zvýšený podíl samců v populaci (Loman, 2010). Čím větší je podíl samců, tím roste i pravděpodobnost kompetice spermií (Álvarez, 2014).

2.2. Páření

V naprosté většině případů mají žáby oplození vnější. Ke snášení a oplodňování vajíček dochází nejčastěji ve vodním prostředí. V terestrickém prostředí vodu nahrazují pěnová hnízda. Nejprve se samec snaží přilákat samici do místa vhodného k rozmnožování. Přitom hlasitě vokalizuje, čímž dává samici vědět o svém umístění. Teritoriální samci vokalizací označují své území. Někteří samci aktivně vyhledávají samice a snaží se je dovést k místu rozmnožování. Poté se pár spojí v amplexu (na obr. č.1). Některé druhy zůstávají v amplexu ve vodě a některé během trvání amplexu hledají místo vhodné pro naklazení vajíček. Amplexus stimuluje samičí ovulaci a na konci úspěšného páření samice vypudí snůšku vajíček, kterou samec ihned oplodní (Wells, 1977; Roberts, 2011; Roberts, 2012).

Amplexus se rozděluje na několik typů podle místa uchopení samice samcem. Samci mívají v období rozmnožování na předních nohou vyvinuté zrohovatělé mozoly,

keré jim pomáhají samici udržet. Obecně se amplexu účastní jeden samec a jedna samice, ale v případech explozivního rozmnožování se stává, že se na samici přichytí i několik samců (např. ropucha obecná (*Bufo bufo* (Linnaeus, 1758)) (Wells, 1977; Loman, 2010). Doba trvání amplexu se druhově liší (Wells, 1977; Chuang, 2013). Obecně se doba trvání amplexu se zvyšující teplotou okolí snižuje.



Obr. č. 1: Rosnice hnědozelená v amplexu. (převzato z www.wikimedia.org)

Existují i výjimky, které amplexus nemají. Tyto druhy se nachází v tropických oblastech a kladou svá vajíčka na listy (Zhang, 2012; Kunte, 2004). Čínská studie o druhu *Nanorana taihangnicus* (Chen and Jiang, 2002), z rodu čínských skokanů, popisuje další způsob rozmnožování bez amplexu. Tento druh žije v pomalu tekoucích řekách a tam se také množí. Samice vypouští jednotlivá vajíčka do vodního substrátu a pod kameny. Samci k nim připlouvají, aktivně si vajíčka chytají a oplodňují je. Autoři nezpozorovali žádnou míru kompetice mezi samci (Zhang, 2012).

Početně největší snůšky snášejí samice do vodního prostředí. V terestrickém prostředí vypuzují samice menší počet vajíček, ale terestrická vajíčka jsou větší než vodní. Na velikost vajíčka má vliv životní prostředí (Byrne, 2003). Tvar snůšky je druhově rozmanitý a může být různých tvarů, od kulatého shluku vajíček, řetízku vajíček až po jednotlivá samostatná vajíčka (Wells, 1977; Byrne, 2003). Většina žab má nepřímý vývoj a z oplodněných vajíček se líhnou larvální stádia – pulci. Z pulců se metamorfózou stávají dospělí jedinci.

Velmi výjimečně se u žab vyskytuje i oplození vnitřní. Je známé u ocasatky americké (*Ascaphus truei* Stejneger, 1899). Oplození probíhá uvnitř kloaky samice. Spermie samec zavádí ocasovitým výčnělkem, vychlípeninou jeho kloaky, do kloaky samice (Metter, 1964). Podobný způsob rozmnožování má i bezblanka koki (*Eleutherodactylus coqui* Thomas, 1966). Po oplození samice klade vajíčka a samec o ně pečuje až do vylíhnutí. Vnitřní oplození má větší nároky na rodičovskou investici, ale u žab se mohlo vyvinout jako další adaptace na zajištění paternity samce (Townsend, 1981).

2.3. Péče o potomstvo

Většina žab o své potomky nepečuje. Jsou známé výjimky, ale vždy se jedná o péči ze strany jen jednoho z rodičů (Wells, 1977). U teritoriálních samců pralesničky hnědavé (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884) je známa parentální péče o oplozené snůšky. Samice snáší vajíčka v samčím teritoriu ve vlhkém prostředí. Samec po oplození několik týdnů o snůšky pečuje a přemísťuje pulce k vývoji do vodního prostředí (Ursprung, 2011). Dalším příkladem parentální péče je samec ropušky starostlivé (*Alytes obstetricans* Laurenti, 1768), který nosí omotanou snůšku na zadních nohách a pečuje o ni (na obr. č. 2) (Verrel, 1993). Příkladem samičí péče je pipa americká (*Pipa pipa* Linnaeus, 1758), která má na zádech zduřelou sliznici a speciální kladélko, které je prodlouženo na hřbet. Při páření jí samec zatlačuje oplodněná vajíčka do sliznice, v které probíhá další vývoj vajíček i pulců (na obr.č. 3) (Rabb, 1960).



Obr. č. 2: Samec ropušky starostlivé s vajíčky (*převzato z www.wikimedia.org*)



Obr. č. 3: Pipa americká s vajíčky (*převzato z www.discovery.com*)

3. Kompetice mezi samci

S vyšším podílem samců v populaci roste i míra jejich vzájemné kompetice (Chuang, 2013; Roberts, 2011). Problém s nedostatkem samic řeší žáby několika adaptacemi. U některých druhů mezi sebou samci bojují (např. ropucha obecná (*Bufo bufo* Linnaeus, 1758)) (Loman, 2010), u některých druhů se kompetice projevuje teritoriálním chováním (např. pralesnička hnědavá (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884)) (Ursprung, 2011). Zajímavou adaptací je mnohonásobné oplodňování cizích snůšek, pozorováno u čeledi skokanovitých (*Ranidae* Rafinesque, 1814) (Vieites, 2004).

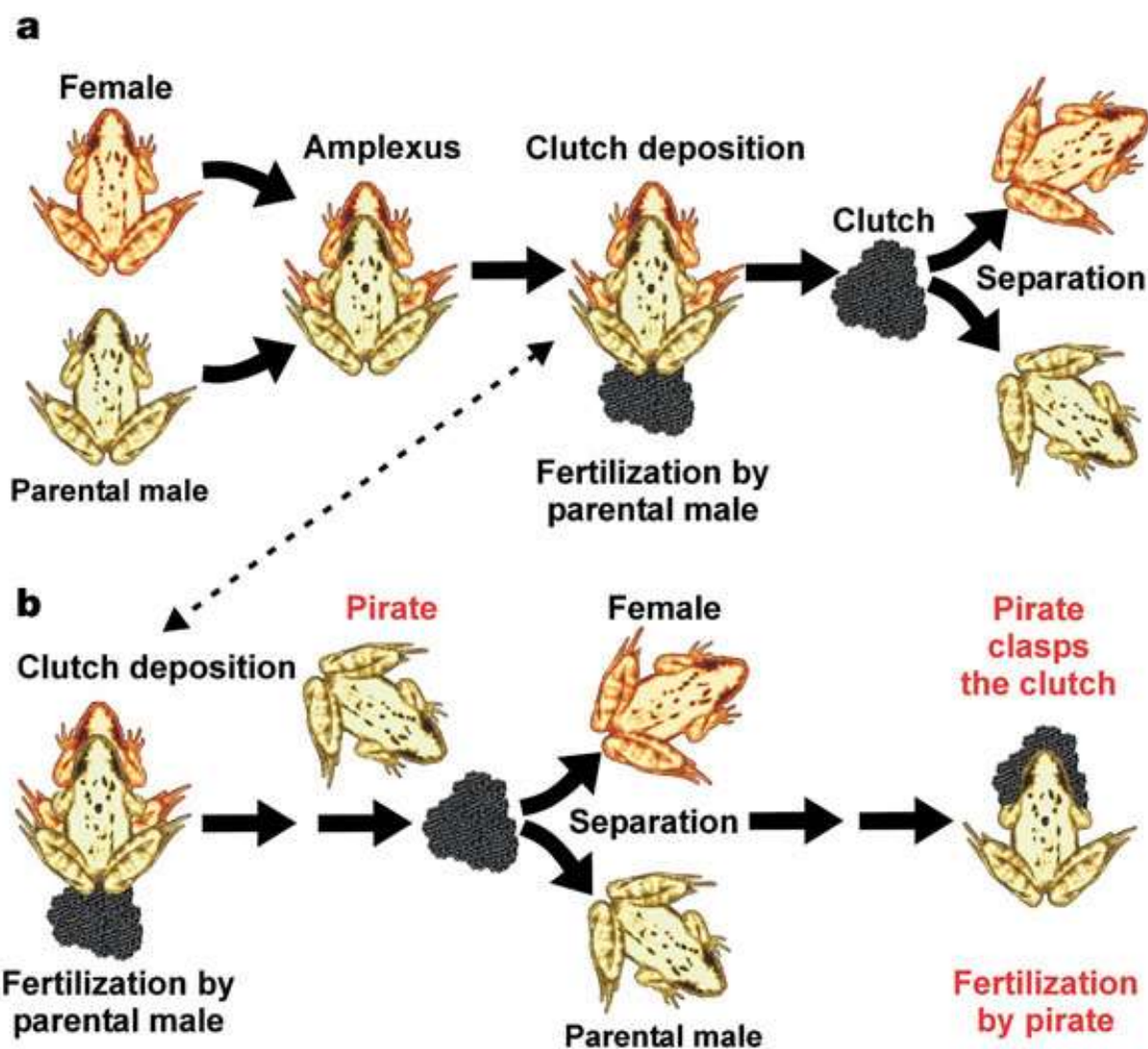
3.1. Agresivní chování

Agresivní chování lze pozorovat u obou pohlaví, u samců však v mnohem větší míře než u samic. Samci spolu bojují o přízeň samic nejen před zahájením amplexu, ale i během jeho trvání (Roberts, 2011; Roberts, 2012). U čeledi skokanovitých (*Ranidae* Rafinesque, 1814) bylo pozorováno, že skoro polovina párů v amplexu byla napadena nespárovaným samcem. Jen malé množství ze zúčastněných párů setrvalo v amplexu i nadále, a i u těch byl zaznamenán nižší počet úspěšně oplozených vajíček, než jaký se očekával (Chuang, 2013).

3.2. Násobné oplodňování snůšek

Násobné oplodňování snůšek bylo pozorováno v letech 2001 až 2003 u horské populace skokana hnědého (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) v Pyrenejích. Jedná se o chování, kdy samec-piráta najde čerstvě nakladenou snůšku. Snůšku uchopí do amplexu, podobně jako by to byla samice, a oplodní ji (obr. č. 4). Není dokázané, že by

oplodňování cizích snůšek souviselo s velikostí samce nebo bylo fixním chováním nespárovaných samců. Bylo pozorováno, že jeden samec se v jednom rozmnožovacím období účastní jak klasického páření se samicí, tak oplodňuje cizí snůšky (Vieites, 2004). K oplodňování dochází obvykle několik okamžiků po snesení snůšky, ale při opakování pozorování u rumunských skokanů bylo spatřeno i 7 hodin od snesení snůšky (Demeter, 2007). Samci-piráti občas narušují soudržnost snůšky, aby se dostali k vnitřním vajíčkům, ke kterým se nemuseli dostat spermie samce-rodíče. Toto chování má pozitivní vliv na fitness jak samce, tak i samice. V obou případech se zvyšuje počet úspěšně oplozených vajíček (Vieites, 2004).



Obr. č. 4: Schématické zobrazení rozmnožování u *Rana temporaria*

a samice přichází k rozmnožovací tůňce a je chycena samcem v amplexu. Samice snáší snůšku vajíček. Samec sám externě oplodňuje vajíčka svými spermiemi. Následně oba opouští snůšku.

b samec-piráta nachází čerstvou snůšku. Samec pevně uchopí snůšku a vypustí sperma.

(Převzato z www.nature.com)

4. Kompetice spermií

Kompetice spermií je evolučním výsledkem konkurenčního boje mezi dvěma a více samci o jednu samici. Jedná se o součást intrasexuálního pohlavního výběru partnerů. Řadí se do postkopulačního výběru, protože svoji hlavní roli má až po kopulaci partnerů. U druhů, kde se samice páří s více samci během jednoho období rozmnožování, lze předpokládat kompetici spermií.

Vyšší počet a širší výběr partnerů zvyšuje samici šanci na kvalitní potomstvo. Na druhou stranu tím snižují reprodukční úspěch samce. Samec by se měl, pro zvýšení své úspěšnosti, pářit s více samicemi nebo zajistit, aby se samice, s kterou se pářil, již nepářila s jinými samci (Stockley, 1997; Wedell, 2002).

Intenzita kompetice spermií bývá měřena jako relativní hmotnost varlat nebo přímo (u ptáků) jako frekvence mimopárové paternity. Předpokladem je, že čím větší varlata, tím více spermií, a tedy i vyšší konkurenceschopnost. Největší varlata mají samci promiskuitních druhů, ale velikost roste i s velikostí snůšky (Byrne, 2002).

Druhy s vnitřním oplozením mají prostředí, kde probíhá kompetice spermií, skryté v rozmnožovacím ústrojí samice. To neznámá, že na kompetici nemůže mít vliv žádný jiný podmět než samotná kvalita spermie. Některé samice (zejména u ptáků) mají skladovací tubuly na spermie. Lze předpokládat vliv morfologie tubulu na morfologii spermie a její rychlost. Jen nejrychlejší spermie obsadí tubuly a budou následně samicí použity. Stejně tak až moc dlouhé spermie se do tubulu nemusí vejít (Birkhead, 1998; Birkhead, 2002, Thornhill 1983).

Druhy s vnějším oplozením mají kompetici ovlivněnou zejména faktory životního prostředí. (Byrne, 2003). Důležitá je v tomto případě motilita a životnost spermie.

Samci, napříč druhy, si vyvinuli několik taktik, jak zabránit snížení vlastní míry paternity v budoucí generaci. Kompetice vede k široké škále morfologických, fyziologických a behaviorálních adaptací zvyšující reprodukční úspěch samce. Mezi ně

patří různé vzorce chování, vedoucí k hlídání samice (zejména po kopulaci), odvádění samice na odlehlejší místo od ostatních samců, teritorialita, agresivní chování nebo odstranění předchozího ejakulátu či zabránění vniknutí následného. Další taktiky nejsou tak nápadné. Jedná se o různé tvary penisů, množství, motilita, životnost a velikost spermií a jejich vzájemnou kooperaci.

U řady druhů, zejména ptáků, plazů, hmyzu nebo primátů, bylo pozorováno chování, které můžeme nazvat jako střežení partnera (mate-guarding). Jedná se chování, kdy samec hlídá samici (a hnízdo), aby nedošlo k nevěře. Samec brání samici potkat se s jinými samci. U společenství, kde se uplatňuje polygynní rozmnožovací systém, to má za výsledek souboje o post alfa samce a hájení teritoria. Tyto činnosti vyžadují od samce více energie. Samice zvyšuje genetickou diverzitu komunity, pokud se páří s více samci (Thornhill, 1983; Slavsgold, 1994; Stockley, 1997; Kokko, 2001)

Další adaptací pozorovanou u druhů hmyzu, plazů, savců a pavouků je kopulační zátka. Kopulační zátka je aplikována ihned po kopulaci a mechanicky zabraňuje proniknutí cizích spermií do dělohy. Jedná se výměšek přídatných žláz, který může mít další význam. V některých případech se nejedná jen o bariéru proti proniknutí rivalových spermií, zátka funguje také jako bariéra proti proniknutí různých patogenů nebo prodloužení doby pobytu spermií v ovariích. Samci mají proti zátkám různé strategie. Někteří jsou schopni zátku odstranit např. zuby, nebo mají modifikovaný penis, který má na sobě háčky k vyškrabávání zátky ze samice (Thornhill, 1983; Stockley, 1997).

Složení kopulační zátky je různorodé. Zátka může obsahovat výživné nebo antibakteriální látky. Ve spojení s kompeticí spermií může kopulační zátka obsahovat proteiny, které mohou ovlivňovat a manipulovat samici. Jedná se především o látky, které fungují jako antiafrodiziakum buď pro samici samotnou nebo pro případné další samce. U hmyzu byly zjištěny feromony, které dělají samici neatraktivní pro jiné samce případně úplně skryjí její pach (Thornhill, 1983; Stockley, 1997).

Další strategií v kompetici spermií je možnost ovlivnění objemu ejakulátu (alokace). Pokud samec vynakládá vysoké úsilí, aby samici uchránil před jinými samci,

předpokládá se nižší tlak na hustotu spermií v ejakulátu. Pokud lze u druhu předpokládat vyšší míru kompetice spermií, lze předpokládat zvýšený objem ejakulátu nebo zvýšení jeho kvality. Pokud se předpokládá nízká míra kompetice, lze předpokládat menší investici do objemu a kvality ejakulátu. Takové chování bylo pozorováno hlavně u hmyzu (Byrne, 2002; Kilgallon, 2005).

Byl hledán vztah mezi mírou kompetice spermií a velikostí gamet. Žádný prokazatelný vztah pro velikost vajíčka nebyl nalezen. Velikost vajíčka roste s velikostí těla samice a vliv na ni má i životní prostředí. Vajíčka terestrická jsou větší než vajíčka vodní. Stejná úměra platí i pro spermie. Míra možné kompetice spermií má pozitivní vliv na délku spermie. S vyšším indexem kompetice se hlavička i bičík spermie prodlužují (Byrne, 2003).

Index rizika kompetice spermií vychází z předpokladu, že druhy, u kterých se při rozmnožování nachází samci v těsné blízkosti, mají vyšší pravděpodobnost kompetice spermií (*Halliday, 1998, cit. dle Byrne, 2003). Index obsahuje 5 kategorií. Kategorie jsou vzestupně očíslovány od 0 (pro osamělé nebo daleko od sebe se pářící samce) po 4 (pro samce, kteří se dostávají do přímé fyzické interakce s jinými samci) (Byrne, 2002; Byrne, 2003).

4.1. *Spermie*

Spermie je velmi variabilní eukaryotická buňka. Lze u ní pozorovat obrovskou diversitu mezi druhy. Kompetice spermií má stabilizační vliv na její morfologii (Birkhead, 2010). Je tvořena hlavičkou, krčkem a bičíkem. Na přední části hlavičky se nachází akrozom, který může být modifikován v háček. Apikální háček má důležitou roli v kooperaci spermií (Immler, 2007).

Samci převážně tvoří velké množství malých spermií, protože produkce velkých spermií je náročná (Parker, 1970). Dosud nebyl doložen vztah mezi rychlostí spermie a její délkou. Vliv má také typ oplození. Lze předpokládat, že spermiím s delším bičíkem

a menší hlavičkou se lépe daří při vnějším oplození. U vnitřního oplození je tomu naopak, tedy lépe si vedou spermie s kratším bičíkem, ale delší hlavičkou (Simpson, 2013). Morfologie spermie také může korelovat s přítomností skladovacích tubulů u samice (Thornhill, 1983; Birkhead, 2010).

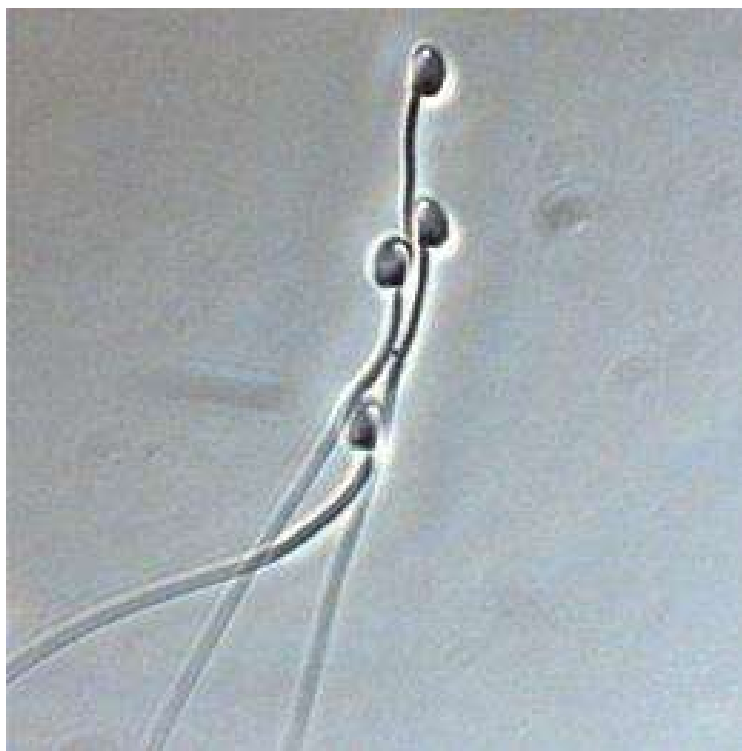
U hmyzu byly pozorovány dva druhy spermií. Eupyrenní a apyrenní spermie. Jen eupyrenní spermie slouží k oplození. Předpokládá se, že apyrenní spermie slouží jako pomocné eupyrenním spermiím (Gage, 1994).

U žab skupiny *paropuchovití* (*Myobatrachidae* Gray, 1850) byla pozorována pozitivní souvislost mezi kompeticí spermií a délkou bičíku (Byrne, 2003).

U některých druhů se rychlost plavání spermií zvyšuje s intenzitou kompetice spermií. Předpokládá se, že rychlejší spermie jsou úspěšnější, protože se k vajíčku dostanou mezi prvními (Snook, 2005).

4.2. *Kooperace spermií*

Kooperace spermií byla pozorována u několika taxonů. Nejvíce u hlodavců. Tyto spermie mají morfologické uzpůsobení v akrozomální části hlavičky. Spermie mají druhově specifický apikální háček, kterým se do sebe zapojují do tzv. vláček (na obr. č. 5). Tyto vláčky plavou rychleji než samostatné spermie (Immler, 2007). Předpokládá se, že spermie s více zakřivenými háčky budou častěji tvořit vláčky (Šandera, 2013). Na obrázku č. 5 vidíme vláček tvořený ze 4 spermií. Počet spermií zapojujících se do vláčku je druhově specifický, může dosahovat až tisíců spermií. Jedná se o altruismus spermií (Moore, 2002).



Obr. č. 5: Vláček tvořený myšími spermii (převzato z *www.nature.com*)

5. Diskuze

Můžeme předpokládat, že u polyandrie vždy bude určitá míra kompetice. Je to výsledek přebytku samců, který zvyšuje tlak na sehnání partnerky, a tím zvyšuje potřebu soutěžit s jinými samci. V textu jsme si představili dva druhy polyandrie. V případě simultánní polyandrie, kdy se synchronizuje doba páření, jsou samci vystaveni větší nutnosti o samici bojovat. Jedním ze způsobů boje může být kompetice spermií. V druhém případě mají samci více příležitostí k páření, jelikož se mohou rozmnožovat delší dobu a tlak na soupeření o partnerku není tak vysoký. Dá se tedy předpokládat, že u simultánní polyandrie bude míra kompetice spermií vyšší než u sekvenční. (Wells, 1977; Roberts, 2011; Roberts, 2012).

Jak už bylo několikrát napsáno, většina žab se páří u vody a vnější oplodnění probíhá vždy v alespoň vlhkém prostředí. To jsou podmínky, které spermiím pomáhají v pohybu a úspěšném oplodnění vajíčka. Můžeme předpokládat, že tyto podmínky mají příznivý vliv na rozvinutí kompetice spermií (Wells, 1977, Roberts, 2011; Roberts, 2012).

V roce 2009 byla ve Španělsku provedena studie, která sledovala dvě populace skokana hnědého (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758), které se lišily obýváním různé nadmořské výšky. Ve vyšší nadmořské výšce žili skokani, kteří měli explosivní období rozmnožování. V nižší nadmořské výšce žili skokani s prodlouženým obdobím rozmnožování. Způsoby rozmnožování se lišily z důvodu jiných životních podmínek v rozdílných nadmořských výškách. Zkoumala se koncentrace spermií. Ze studie vyplynulo, že v koncentraci spermií nebyl rozdíl. Ale skokani z nižší nadmořské výšky oplodnili více vajíček. Můžeme předpokládat, že explosivní období rozmnožování nabízí méně příležitostí k rozmnožení pro převažující samce. Tento předpoklad můžeme dále rozvést myšlenkou, že méně příležitostí zvyšuje kompetici mezi samci a tím i zvyšuje pravděpodobnost kompetice spermií. Můžeme tedy předpokládat, že u

explosivního způsobu rozmnožování je větší míra kompetice spermií než u prodlouženého (Álvarez, 2014).

Doba trvání amplexu je druhově specifická. Samci v amplexu jsou často agresivně napadáni nezadaným samcem a velmi často to vede k ukončení amplexu bez oplodnění vajíček. Samci, kteří jsou v krátkodobějším amplexu jsou napadáni stejně často jako samci v dlouhodobějším amplexu. Po napadení ve většině případů dojde ke zrušení amplexu z důvodu úspěšného útoku nebo z pokusu samce v amplexu se bránit. Ztráta amplexu bez oplození vajíček pro samce znamená snížení jeho celoživotní reprodukční úspěšnosti. Pro samici to taková ztráta není, protože se může úspěšně pářit s novým samcem. Pokud se ale samec pustí v momentě, když už samice klade vajíčka, nemusí nebo může je stihnout oplodnit, stejně tak je může oplodnit samec – agresor. Míra kompetice spermií je v takovýchto případech nejasná. Jelikož se jedná o projevy silné kompetice mezi samci, lze předpokládat, že zvýšená míra kompetice na úrovni spermií bude. (Chuang, 2013)

Rodičovská péče o snůšky není u žab moc častým jevem. Pokud však existuje, můžeme předpokládat, že snižuje míru možnosti kompetice spermií. To proto, že v takových případech obvykle samec bojuje o partnerku ještě před pářením a oplodňování se účastní sám. Také druhy s vnitřním oplozením často pečují o snůšky. Vnitřním oplozením a následnou péčí o snůšku se minimalizuje možnost kontaktu spermií od více jedinců. Můžeme tedy předpokládat, že u druhů s péčí o snůšky nebo s vnitřním oplozením nebude míra kompetice spermií moc vysoká (Ursprung, 2011; Verrel, 1993; Rabb, 1960; Metter, 1964; Townsend, 1981).

Ze studie porovnávající reprodukční úspěch teritoriálních a neteritoriálních samců pralesničky hnědavé (*Allobates femoralis* Boulenger, 1884) vyplývá, že teritoriální samci jsou mnohem úspěšnější. Tito samci ve svém teritoriu pečují několik dalších týdnů o snůšky a o vylíhlé pulce. Protože samice se v tomto období už v teritoriu nevyskytuje, lze předpokládat, že si nevybírání samce podle schopnosti péče o potomstvo. Lze se domnívat, že samce volí podle schopnosti hájit teritorium. Samec se ve svém

teritoriu stará o několik snůšek, čímž si zajišťuje výhradní paternitu. Samice se páří s více samci, aby zajistila úspěšné oplodnění více snůšek. Ve studii bylo pozorováno, že počet partnerů byl u obou pohlaví podobný (průměr kolem 6). U pralesničky se tedy dá hovořit o polygynandrii. Z toho se dá usuzovat, že míra kompetice spermií u pralesniček bude nízká, protože samci mezi sebou soutěží v rámci hájení teritoria ještě dříve, než se setkají se samicemi. Můžeme tedy předpokládat, že u teritoriálních druhů nebude vysoká míra kompetice spermií. (Ursprung, 2011).

Velmi zajímavým řešením nedostatku volných samic je násobné oplodňování snůšek. I když v tomto případě nedochází k přímému setkávání samců, může docházet k přímému kontaktu spermií více samců. Bylo pozorováno znovuooplodnění snůšky i více „pirátskými“ samci postupně. Při následném oplodnění se automaticky zvyšuje reprodukční úspěch samice, protože ve výsledku má oplodněný větší počet vajíček, než by měla jen od jednoho samce. Reprodukční úspěch se zvyšuje i u samce – piráta, protože má šanci oplodnit alespoň nějaké vajíčko. Jestli tato strategie nemá vliv nebo má i negativní vliv na reprodukční úspěch samce-rodice, je diskutabilní. Velký vliv by v tomto případě mohla hrát kompetice spermií. Pokud by mezi skokany, provozujícími následné oplodňování snůšek, byla vysoká míra kompetice spermií, tak by se reprodukční úspěch samce-rodice mohl snížit. To proto, že by samec-piráta v takovéto soutěži mohl „vyhrát“ vajíčka, která by jinak byla samce-rodice. Pokud je však kompetice spermií malá, nemusela by tato strategie mít na fitness samce-rodice žádný vliv. Samec-piráta by oplodnil jen ta vajíčka, která by samec-rodice stejně neoplodnil. (Vieites, 2004; Demeter, 2007).

6. Závěr

Ve své práci jsem porovnávala reprodukční strategie žab a diskutovala jejich možný vliv výskytu kompetice spermií. Protože studií na toto téma bylo provedeno relativně málo a s nejasnými výsledky, lze v budoucnu předpokládat vývoj znalostí k tomuto tématu.

Některé druhy žab mají vysokou pravděpodobnost výskytu kompetice spermií. Jsou to hlavně ty druhy, které se rozmnožují v kratším společném časovém intervalu. Rozmnožují se ve vodním prostředí. Nevyskytuje se u nich péče o snůšky nebo vylíhlé larvy ze strany ani jednoho z rodičů. Podíl samců v populaci výrazně převyšuje samice a jsou simultánně polyandrické.

Bližší a detailní výzkum konkrétního rodu žab, který splňuje výše zmíněná kritéria, by mohl být dobrým tématem pro budoucí diplomové práce. U takových je možné očekávat vyšší míru kompetice spermií k budoucímu zkoumání.

7. Seznam použité literatury

Álvarez, D., Viesca, L., Nicieza, A.G., 2014: Sperm competitiveness differs between two frog populations with different breeding systems. *Journal of Zoology*, 292: 202 – 205.

Birkhead, T., 1998: Cryptic Female Choice: Criteria for Establishing Female Sperm Choice. *Evolution*, 52(4): 1212

Birkhead, T. R., Pizzari, T., 2002: Evolution of sex: Postcopulatory sexual selection. *Nature Reviews Genetics*, 3(4): 262-273

Birkhead, T., 2010: How stupid not to have thought of that. *Journal of Zoology*, 281(2): 78-93

Byrne, P.G., Roberts, J.D., Simmons, L.W., 2002: Sperm competition selects for increased testes mass in Australian frogs. *J. Evol. Biol.*, 15: 347 - 355

Byrne, P.G., Simmons, L.W., Roberts, J.D., 2003: Sperm competition and the evolution of gamete morphology in frogs. *The Royal Society*, 270: 2079 – 2086.

Demeter, L., Benkó, Z., 2007: Male *Rana temporaria* in amplexus with a clutch. *North-Western Journal of Zoology*, 3: 105 – 108.

Gage, M. J. G., 1994: Associations between Body Size, Mating Pattern, Testis Size and Sperm Lengths across Butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 258(1353): 247-254

Chuang, M.-F., Bee, M.A., Kam, Y.-C., 2013: Short Amplexus Duration in a Territorial Anuran: A Possible Adaptation in Response to Male-Male Competition. PLoS ONE, 8(12): e83116

Immler, S., Birkhead, T., 2007: Sperm competition and sperm midpiece size: no consistent pattern in passerine birds. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 274(1609): 561-568

Immler, S., Moore, H. D. M., Breed, W. G., Birkhead, T., Pizzari, T., 2007: By Hook or by Crook? Morphometry, Competition and Cooperation in Rodent Sperm. PLoS ONE, 2(1): 170

Kilgallon, S. J., Simmons, L. W., 2005: Image content influences men's semen quality. Biology Letters, 1(3): 253-255

Kokko, H., 2001: Predicting the direction of sexual selection. Ecology Letters, 4(2): 159 - 165

Kunte, K., 2004: Natural history and reproductive behavior of *Nyctibatrachus* cf. *Humayuni* (Anura Ranidae). Herpetol. Rev., 35: 137 – 140.

Loman, J., Madsen, T., 2010: Sex ratio of breeding Common toads (*Bufo bufo*) – influence of survival and skipped breeding. Amphibia-Reptilia, 31: 509 – 524

Metter, D.E., 1964: A Morphological and Ecological Comparison of Two Populations of the Tailed Frog, *Ascaphus truei* Stejneger, Copeia, 1(14): 181-195

Moore, H., Dvořáková, K., Jenkins, N., Breed, W., 2002: Exceptional sperm cooperation in the wood mouse. Nature, 418(6894): 174-177

Moore, H., Moore, H. D., 2002: Marsupial sperm pairing: a case of ‘sticky’ green beards?. *Trends in Ecology*, 17(3): 112-113

Parker, G. A., 1970: Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews*, 45: 525 - 567

Rabb, G.B., Rabb, M.S., 1960: On the Mating and Egg-Laying Behavior of the Surinam Toad, *Pipa pipa*, *Copeia*, 4: 271-276

Roberts, J.D., Byrne, P.G., 2011: Polyandry, sperm competition, and the evolution of anuran amphibians. *Advances in the Study of Behaviour*, 43: 1 - 53.

Roberts, J.D., Byrne, P.G., 2012: Evolutionary causes and consequences of sequential polyandry in anuran amphibians. *Biological Reviews*, 83: 209 – 228

Snook, R., 2005: Sperm in competition: not playing by the numbers. *Trends in Ecology*, 20(1): 46-53

Simmons, L.W., 2005: The Evolution of Polyandry: Sperm competition, Sperm Selection, and Offspring Viability. *Annu.Rev.Ecol.Evol.Syst*, 36: 125-146

Simpson, J. L., Humphries, S., Evans, J. P., Simmons, L. W., Fitzpatrick, J. L., 2013: Relationships between sperm length and speed differ among three internally and three externally fertilizing species. *Evolution*, 68(1): 92-104

Slavsgol, H., 1994: Polygyny in birds: the role of competition between females for male parental care. *American Naturalist*, 143: 59 - 94

Stockley, P., 1997: Sexual conflict resulting from adaptations to sperm competition. *Trends in Ecology and Evolution*, 12(4): 154-159

Šandera, M., Albrecht, T., Stopka, P., Immler, S., 2013: Variation in Apical Hook Length Reflects the Intensity of Sperm Competition in Murine Rodents. PLoS ONE, 8(7): 68427

Thornhill, R., 1983: Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*. American Naturalist, 122(6): 765-788

Townsend, D.S., Stewart, M.M., Pough, F.H., Brussard, P.F., 1981: Internal fertilization in an oviparous frog. Science, 212: 469 - 471

Ursprung, E., Ringler, M., Jehle, R., Hödl, W., 2011: Strong male/male competition allows for nonchoosy female: high levels of polygynandry in a territorial frog with paternal care. Molecular Exology, 20: 1759 – 1771

Verrell, P.A., Brown, L.E., 1993: Competition among Females for Mates in a Species with Male Parental Care, the Midwife Toad *Alytes obstetricans*. Ethology, 93: 247 - 257

Vieites, D.R., Nieto-Román, S., Barluenga, M., Palanca, A., Vences, M., Meyer, A., 2004: Post mating clutch piracy in an amphibian. Nature, 431: 305 – 308.

Wedell, N., Gage, M. J. G., Parker, G. A., 2002: Sperm competition, male prudence and sperm-limited females. Trends in Ecology and Evolution, 17(7): 313-320

Wells, K. D., 1977: The social behaviour of anuran amphibians. Anim. Behavior, 25(15): 666 - 693

Zhang, L., Yang, J., Lu, Y., Lu, X., Chen, X., 2012: Aquatic eggs are fertilised by multiple males not engaged in amplexus in a stream-breeding frog. *Behavioural Processes*, 91: 304 – 307

***Andersson, M., 1994:** Sexual selection. Princeton: Princeton University Press

***Halliday, T.R., 1998:** Sperm competition in amphibians. In *Sperm competition and sexual selection* (ed. T.R. Birkhead and A.P.Moller), London: Academic, 465 – 502.

***Jørgensen, Larsen and Loftis, 1979:** Annual cycles of fat bodies and gonads in the toad *Bufo bufo bufo* (L.), compared with cycles of other temperate zone anurans. *Kongel. Danske Videnskabsnes Selskab*, 22: 1-37.

8. Seznam zdrojů obrázků

Obr. č. 1: *Litoria citropa* in amplexus, Wikimedia.org čerpáno z https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/b/b3/Litoria_citropa_in_amplexus.jpg, (18.8.2016)

Obr. č. 2: *Alytes obstetricans almogavarii* - male with eggs, Wikimedia.org čerpáno z https://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/e/e1/Alytes_obstetricans_almogavarii_-_male_with_eggs.jpg, (18.8.2016)

Obr. č. 3: Alien Toad, Discovery.com čerpáno z http://netstorage.discovery.com/feeds/brightcove/asset-stills/dsc/126755911644313018300601197_Pipa_Pipa_Toad_Spawning.jpg, (18.8.2016)

Obr. č. 4: Schematic representation of mating systems in *R. temporaria*, Nature.com čerpáno z <http://www.nature.com/nature/journal/v431/n7006/images/nature02879-f1.2.jpg>, (18.8.2016)

Obr. č. 5: Brother sperm train together, Nature.com čerpáno z <http://www.nature.com/news/2010/100120/images/news.2010.22.spermfig1b.jpg>, (3.8.2017)